



编者按:

2009年是著名的英国生物学家和博物学家达尔文(Charles Robert Darwin)诞辰200周年,也是他的划时代巨著《物种起源》发表150周年。达尔文的进化理论对于我们理解复杂多样的生物界提供了有力的理论依据和指导思想,已经成为现代生物学的奠基理论。他的自然选择的进化理论对于自然科学和社会科学的影响是不可估量的。著名遗传学家和进化生物学家Theodosius Dobzhansky曾说过:“如果没有进化之光,生物学的一切将变得无法理解”(Nothing in biology makes sense except in the light of evolution)。毫无疑问,进化生物学的思想和方法已经融进了哺乳动物学的各个方面中。Nature杂志网站在纪念专栏(Special: Darwin 200)曾评论道:达尔文的进化理论对自然科学和社会科学,对政治、宗教和哲学,以及对艺术和文化关系的影响,迄今还没有任何一个人能与他匹敌(<http://www.nature.com/news/specials/darwin/index.html>)。

为了纪念这位现代生物学的奠基人,本刊特刊出一组文章。

小型哺乳动物生理生态学研究与进化思想

王德华¹ 杨明² 刘全生³ 张志强⁴ 张学英¹ 迟庆生¹ 徐德立¹

(1 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

(2 沈阳师范大学化学与生命科学学院, 沈阳 110034) (3 广东省昆虫研究所, 广州 510260)

(4 安徽农业大学动物科技学院, 合肥 230036)

摘要: 动物生理生态学是一门利用生理学的手段和方法研究与动物的生存和繁殖相关的生态学问题的交叉学科,旨在阐明动物对环境适应和进化的生理机制。在近70年的发展历程中,进化生物学的思想和理论越来越紧密地融入到生理生态学的研究中,同时生理生态学的研究结果也在充实着进化生物学理论的发展。本文根据作者多年的研究经历,从动物的体型和代谢特征、消化生理、生态免疫和冬眠等几个侧面,简述了小型哺乳动物生理生态学的某些研究进展和进化思想对该领域的影响。

关键词: 生理生态学; 进化; 适应; 免疫; 消化; 冬眠; 体型

中图分类号: Q958

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2009)04-0343-09

Physiological ecology in small mammals and evolutionary theory

WANG Dehua¹, YANG Ming², LIU Quansheng³, ZHANG Zhiqiang⁴, ZHANG Xueying¹, CHI Qingsheng¹, XU Deli¹

(1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

(2 College of Chemistry and Life Sciences, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China)

(3 Institute of Entomology of Guangdong, Guangzhou 510260, China)

(4 College of Animal Science and Technology, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China)

Abstract: The theme of animal physiological ecology (or ecological physiology) is the adaptation of animals to their environment. Physiological ecologists usually use the physiological data to understand the ecological questions relevant to ani-

作者简介: 王德华, 中国科学院动物研究所研究员, 从事动物生理生态学研究。

收稿日期: 2009-10-09; 修回日期: 2009-10-14

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: wangdh@ioz.ac.cn

mals' survival and reproduction, and try to interpret the way and reason of animal's physiological adaptation and evolution. For nearly 70 years, evolutionary theory has great effect on the development of physiological ecology, and the findings of physiological ecology also make great contributions to the development of evolutionary biology. Here we focus on some aspects of physiological ecology of small mammals, namely body size and metabolism, digestive physiology, ecological immunology and hibernation (torpor), to briefly review some achievements and the implication of evolutionary theory.

Key words: Adaptation; Body size; Digestion; Evolution; Hibernation; Immunity; Physiological ecology

生理生态学 (physiological ecology) 或生态生理学 (ecological physiology) 是生态学与生理学的交叉学科, 主要是用生理学的手段解决生态学问题, 或者说利用生理学数据, 回答与生存 (survival) 和繁殖 (reproduction) 相关的生态学问题, 解释有机体在自然界中的分布、生存和繁衍。生理生态学的研究包含从分子、细胞、组织、器官, 到种群、群落、甚至生态系统等多个层次, 核心是动物个体本身。动物生理生态学的研究对于理解种群、群落和生态系统功能、促进宏观与微观生物学研究的结合、对个体水平以下各研究层次的发现进行整合和阐释等方面都具有重地位 (王德华, 2007)。

生理生态学的核心问题是, 动物如何适应环境。既然是适应问题当然要有进化的思想。但 Woodger (1929) 曾断言: “(当今) 早已经没有功能进化了, 所有生命体都具有固定的基本代谢活动”。Dobzhansky 则一直强调进化思想的重要性, 他曾在二十世纪 40 年代指出: “在现代生物学的主要分支学科中, 只有生理学和生物化学仍未受到进化思想的较大影响。这无疑对彼此都是有害的”。Prosser (1986) 也指出: “进化生物学家很少注意到生理学, 而大多数生理学家也只是具有一些肤浅的进化知识”。

生理生态学从上世纪 40 年代始, 至今已走过了 70 年的历程, 逐渐走向成熟。从发展历程看, 进化生物学的思想、理论和进展, 一直是生理生态学发展的重要基础。本文仅从动物的体型与代谢特征、消化生理、生态免疫和冬眠等几个侧面, 简述其相关进展和进化生物学思想的影响。

1 动物的体型、能量代谢与进化

体型 (body size) 和代谢率是生态学和进化生物学研究的两个重要参数, 它们与许多生活史特征以及物种的生态学特征密切相关, 而且代谢率具有物种特异性。

有些生物地理规律, 如贝格曼法则 (Bergmann's rule, Bergmann, 1847) 就是从体型方面解释物种的大尺度分布, 该法则最初的观点认为, 体型较大的内温脊椎动物个体主要分布在较寒冷地

区。近年, Ashton 等 (2000) 进行了一系列研究, 通过比较分析验证了仅在同一基因型的物种内其分布规律符合贝格曼法则, 而同一基因型物种的种间分布则并不符合该法则; 此外他们也没有发现体型与地理分布的相关关系随纬度而改变。特定物种的体型在对环境的适应进化过程中会发生明显的变化。如哺乳动物的体型在进化过程中具有明显增大趋势, 即 Cope's 法则 (Benton, 2002)。关于动物体型增大的进化规律有很多有利和不利的因素 (Schmidt-Nielsen, 1984; Benton, 2002)。如体型增大可减少热散失, 有利于动物生存, 可以延长寿命, 对于需要在适宜的条件下才能繁殖的动物来说, 也增加了繁殖机会; 体型增大可以使动物在利用同一食物资源的竞争中获得优势, 可以使动物的食物谱扩大, 减少与其它动物对食物资源的竞争, 提高自身的生存机会 (Benton, 1983); 作为食草动物, 体型大可以减少其它动物对它们的伤害; 捕食者体型增大可以提高奔跑能力, 提高捕食成功率, 而对于被捕食者则可以提高逃生的机会。但体型增大也有很多挑战, 比如对食物、水分等的需求增加; 繁殖期延长, 生育力降低; 寿命延长后进化速率就会变慢, 对突发事件的应对能力降低。因此种间的长期竞争和协同进化导致了哺乳动物体型的增大, 当然体型不能无限增大, 否则物种就可能有灭绝的危险。

动物的体型可以影响到动物所处的环境、其食物资源和捕食者, 以及动物本身对这些环境条件的反应等。动物的生理、形态、生活史等特征与体型的依赖性关系称为异速生长关系 (allometry)。现在的研究发现, 几乎所有的生物学变量都与动物的体型相关, 如代谢率就是很典型的例子。

由于测定方式和测定条件的不同, 代谢率有多种表述方式: 基础代谢率 (basal metabolic rate, BMR)、非颤抖性产热、最大代谢率、持续代谢率、野外活动代谢率等。无论何种表述方式, 代谢率反映的是物种的特异性特征。代谢率进化的主要决定因素是体型、季节性环境因子、食性、活动性、性别、年龄、系统发育等因素 (Nealson and

Rye, 2003)。以基础代谢率为例。研究表明，体重是影响 BMR 的最重要因素。与大多数生理特征一样，体重较小的动物其单位体重的 BMR 相对较大。BMR 与体重之间关系的定量阐明，最著名就是 Kleiber 等提出的“鼠—象曲线”了 (Kleiber, 1932, 1975)。但构成身体的所有器官对代谢率的贡献并不一样，一般认为代谢活性器官，如肝脏、脑、肾脏、小肠对代谢率的贡献更大。小体重动物体内代谢活性器官的相对重量较大，因而单位体重的代谢率较大。但体重与代谢率的关系还受到其它因素的影响，即使体重相同，代谢率可能相差几倍。

气候环境等季节因素的变化是导致代谢率进化的主要因子 (Rezende *et al.*, 2004)。一般热带地区动物的代谢率比温带动物的要低，温带动物的代谢率比寒带动物的低。寒冷地区动物自身维持的能量代价比较高，高水平的代谢率是动物对气候适应的直接反映。水生动物的代谢率高于陆生动物，由于水的比热和传导性很高，因此高代谢率可以确保体温的稳定性。沙漠动物必须减少代谢率，防止在过热环境下体温过高。因此，环境因子是促进代谢率进化的主要因素。动物食性不同也会导致代谢率差异。McNab (1988) 提出，摄取低能量食物的动物，其代谢率要比 Kleiber 预测值低，而摄取高能量食物的动物能够维持较高的代谢率。因此食物的丰富度和质量以及动物对食物的同化能力，都会对动物的代谢水平产生决定性的影响。

2 动物的消化生理与进化

小型哺乳动物由于其体型较小，会受到多方面的生理能力的限制。在哺乳动物中，基础代谢率 BMR 与体重成异速增长变化 ($BM^{0.75}$, Kleiber, 1975)，而消化道容积一般与体重成等比例增长变化 ($BM^{1.0}$, Demment and Van Soest, 1985)。小型哺乳动物由于其相对较高的代谢水平，增加了其消化道的功能负担。进化的思想在哺乳动物消化生理学的研究中，具有重要的指导作用。以下是几个实例。

严格植食性小型哺乳动物对高纤维食物的消化适应对策：理论上，对于小型哺乳动物应以高质量易消化食物为食，方能提高能量获取效率满足其较高的代谢需求，因为体型小于 15 kg 的动物已不能完全依赖高纤维食物提供其维持能 (Cork, 1994)。实际上，大多数小型哺乳动物都是以种子、水果或昆虫为食 (Landry, 1970; Baker, 1971; Eisen-

berg, 1981)。然而一些小型哺乳动物却是严格的植食性动物，如田鼠、旅鼠、豚鼠和兔类，它们主要以含有纤维的植物茎叶为食 (Baker, 1971; Batzli, 1985)，如野生布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 虽然取食的植物种类存在季节性变化，但几乎全年都以植物茎叶为食 (王桂明等, 1992)；而且它们对纤维的消化率比大型食草动物还高，如田鼠类对纤维的消化率可达 70% 以上，但是牛羊等家畜仅为 50% ~ 60% (Foley and Cork, 1992)。

严格植食性小型哺乳动物进化出一系列消化特征可以从低质量的植物茎叶中获取能量，这些特征包括：可持续生长的门齿和具有横脊的高冠臼齿 (Vorontsov, 1962)；发达的盲肠 (Hume, 1994)；以及结肠分离机制 (CSM, Sperber, 1985; Björnhag, 1987; Liu *et al.*, 2007) 和食粪行为 (Hirakawa, 2001; 刘全生和王德华, 2004)。这些特征不仅有利于将高纤维食物破碎成更小的颗粒，便于消化吸收植物细胞壁内物质，也为利用微生物发酵纤维提供了场所，而结肠分离机制和食粪行为的联合则使后肠发酵产生的能量和营养得以在前肠被消化吸收，且这种特征也提高了消化道空间和功能的利用率。

适应性调节假说 (adaptive modulation hypothesis)：从进化和生态学的角度来看，动物通过具有特定表型特征的消化系统来处理食物可以获得能量和营养，但这些表型特征的生长、维持和功能运行也需要消耗能量和营养，因此二者之间存在着权衡 (Diamond and Karasov, 1983; Diamond, 1991)。许多实验证明，这些结构特征及其功能随着需求变化能够进行可逆性的上调或下调 (Diamond and Karasov, 1983; Diamond, 1991; Starck, 1999; Liu and Wang, 2007)，这也与生物体结构和功能设计的节约原则相符，即“功能与需求相匹配原则”和“足够但不过多原则” (enough but not too much, Diamond, 1991)。消化吸收功能的调节与需求相匹配能够节约能量，保证净能量营养收益最大化，进而增加该物种的适合度 (Karasov and Hume, 1997)。

脊椎动物摄入的食物只有通过一系列消化酶的作用转化成微小的成分才能被吸收 (Vonk and Western, 1984; Stevens and Hume, 1995)。消化酶的种间差异主要与该物种的食性有关，因为不同自然食物中的糖类、蛋白或者脂肪含量可能不同，因

而需要相应消化酶的表达水平与食物中底物水平相匹配 (Karasov and Hume, 1997; Liu and Wang 2007)。在所有类别的脊椎动物当中, 胰腺和小肠的消化酶的合成受食物中相应营养底物浓度的调节 (Karasov and Hume, 1997)。这种消化酶活力随着食物中底物浓度调节的现象, 被称为适应性调节假说 (Karasov, 1992)。该假说基于自然选择会最大化可代谢能获取的前提假设, 认为这种适应性调节是一种优化设计 (Karasov, 1992)。因为如果食物中底物浓度与动物消化酶水平之间无关, 那么当动物获取的食物中底物浓度较高而消化酶较低时, 营养成分将随粪便排出而被浪费; 然而当消化酶水平相对于食物中底物浓度过剩, 则造成合成和维持降解底物的分子机制的能量和营养被浪费。因而消化酶活力与底物浓度相匹配的调节符合节约原则, 有利于增加动物的适合度 (Diamond, 1991)。此外, 摄入大量动物没有能力消化和吸收的底物可能会由于肠道渗透压失衡导致可致命的腹泻 (Sunshine and Kretchmer, 1964)。最后, 如果过剩的酶蛋白拥挤在细胞膜上或者细胞质中, 将占据其他蛋白的空间影响其功能发挥 (Diamond, 1991)。

蝙蝠的消化策略: 飞行是一种高耗能的运动方式, 作为减少体重降低飞行负担的适应, 大多飞鸟的消化道容积和表面积都比走兽的显著小。而蝙蝠作为唯一会飞的哺乳动物类群, 同样受到飞行对耗能 and 体重权衡的影响, 与鸟类相似, 蝙蝠尤其是小型蝙蝠的消化道容积和表面积的确小于其他陆生兽类 (Caviedes-Vidal *et al.*, 2007)。在鸟类小肠中, 对水溶性单糖或氨基酸分子除了通过细胞膜上特定载体蛋白主动运输的吸收外, 还具有一种不消耗能量的细胞旁吸收通路, 这是适应飞行的高能量需求和鸟类较小的消化道容积的一种消化策略 (Lavin *et al.*, 2007)。

之前该通路仅在小型飞鸟中被发现, 在大多不会飞行的兽类中不存在这种吸收通路或作用微小 (Lavin *et al.*, 2007)。而小型蝙蝠与鸟类具有相似的‘困境’, 作为哺乳动物的一员, 其消化方式到底象兽还是象鸟呢? Caviedes-Vidal 等 (2007, 2008) 通过系统的比较研究发现, 小型蝙蝠不仅消化道容积和表面积比其他兽类的小, 而且对水溶性营养物质的吸收也主要依靠细胞旁吸收通路, 这些都与鸟类相似。这也从另一个方面证明, 细胞旁吸收通路的确是节约消化能量消耗, 提高净营养和能量吸收率的一种方式。然而, 这种方式也存在一

些生态风险, 因为这种吸收方式没有特异的选择性, 因而一些水溶性的有毒物质也有可能经此通路被吸收。

3 生态免疫与生活史进化

近年来, 随着免疫学技术的进步 (如免疫检测类技术的使用) 及其与生态学理论的交叉融合 (Schmid-Hempel and Ebert, 2003; Wodarz, 2006; Sadd and Schmid-Hempel, 2009), 使得定量监测野生动物的存活状况成为了可能, 催生了生态免疫学 (Ecological immunology, Eco-immunology) 这门新学科, 为种群动态的调节机理、寄主和寄生物之间的相互作用及生活史进化等生态学难题的解决提供了一个新的途径 (Sheldon and Verhulst, 1996; Owens and Wilson, 1999; Rolff and Siva-Jothy, 2003; 张志强和王德华, 2005)。

免疫与生长、免疫与繁殖之间的权衡关系是生态免疫学研究的热点问题之一 (Demas *et al.*, 1997; Lochmiller and Deerenberg, 2000; Wikelski and Ricklefs, 2001; Martin *et al.*, 2008)。免疫系统的整合性功能是区分自我和非我, 并且消除外来的抗原。免疫功能作为有机体性能表现的重要方面, 能反映外界环境条件对机体的影响。有机体获得和利用的总能量是有限的, 因此有机体能对不同的生理功能需要做出权衡 (Ricklefs and Wikelski, 2002), 且适合度组分间的权衡能够限制个体生活史特征的进化 (Stearns, 1992)。疾病、寄生虫感染和无毒性的抗原攻击 (Demas *et al.*, 1997; Derting and Virk, 2005; 张志强, 2005; Cai *et al.*, 2009) 都能显著提高动物的能量代谢水平 (张志强和王德华, 2005)。在食物受限的条件下, 拉布拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) 的免疫功能下降, 表明免疫记忆的维持是有代价的, 并与其他生理活动可能存在权衡关系 (Martin *et al.*, 2007)。繁殖、免疫和产热等生理活动的维持都需要能量, 动物可能在繁殖期间减少对其他生理活动的能量投入, 表现出补偿性的代价 (Speakman, 2008)。例如, 经匙孔血蓝蛋白和人免疫球蛋白处理后, 白足鼠 (*Peromyscus leucopus*) 和布氏田鼠的睾丸重量均下降 (Derting and Compton, 2003; Cai *et al.*, 2009)。经过睾酮处理后, 白足鼠的体液免疫力下降, 但贮精囊重量增加; 而经过多次免疫刺激后, 睾丸和贮精囊的重量又显著上升, 这可能是提高存活能力和增强当前繁殖能力的一种适应性表现 (Derting and Virk, 2005)。

对小哺乳动物而言，在能量可利用性和能量消耗两个方面，实际上都存在着昼夜波动和季节性波动；在能量可利用性降低的时期（如冬季），能量需要进行重新分配，减少一些生理功能的能量（如繁殖），而向那些对于即时存活更为重要的生理功能倾斜，如产热调节。小型哺乳动物免疫器官的重量、细胞免疫和体液免疫力等都存在着季节性波动（Nelson and Demas, 1996; Nelson *et al.*, 2002），产热和繁殖等其他生理活动也会随着季节的变化而变化，在生理活动的季节性权衡过程中，多种激素可能参与其中（Martin *et al.*, 2008; Speakman, 2008）。瘦素（Leptin）是维持繁殖活动、免疫功能与产热能力季节性均衡的一个重要信号（Rousseau *et al.*, 2003; Demas and Sakaria, 2005; Martin *et al.*, 2008; Speakman, 2008）。我们的研究发现，季节性繁殖的小哺乳动物的血清瘦素含量与身体脂肪的含量呈正相关关系（Wang *et al.*, 2006a, 2006b; Zhang and Wang, 2007），而脂肪含量与免疫功能相关（Demas *et al.*, 2003; Demas, 2004; Demas and Sakaria, 2005; 张志强和王德华, 2006）。在集中繁殖的季节，小哺乳动物的免疫功能常下降（Moshkin *et al.*, 1998; Sinclair and Lochmiller, 2000; Weil *et al.*, 2006）。

Schmid-Hempel 和 Ebert (2003) 认为，免疫防御应答应该是呈梯级分布，而不是两极分布，特异性和非特异性的应答是梯级分布的两个极端。由于寄主抵抗力的进化，寄主全部的抵抗力可能比单独的防御组分更为重要，但是对于寄主的进化，与每一个组分相联系的代价和收益是重要的。现在尚不清楚是否每一个组分都具有代价，以及是否所有的代价都可以通过同一种途径来测量。免疫防御可以在多个水平上发生，梯级的而不是严格的特异性或非特异性的应答是可能的。免疫是一把双刃剑，免疫反应增强需要增加能量消耗，尽管在短期内对于增强疾病抵抗力可能是适应的，但最终会降低动物的适合度，尤其是在免疫活动被延长或过度使用的情况下（Lochmiller and Deerenberg, 2000）。当不充足的能量节余用于维持最适的免疫能力的时候，感染和死亡的风险也是最高的（Nelson *et al.*, 2002）。因而，为了使适合度最大化，动物必须维持免疫功能处于一个“最适”水平。免疫功能的最优化是一个弹性过程，其结果依赖于其它过程的资源需要和变化的环境条件（Sadd and Schmid-Hempel, 2009）。对那些与经典生活史变量有关的

权衡，例如后代大小和数量或者后代数量和存活之间的权衡，通过免疫能力的变化可以给出合理的解释。

4 动物的冬眠和进化

哺乳动物是一类具有高代谢率的内温（恒温）动物，它们可通过自身体内的代谢产热在较大的环境温度范围内维持高而相对恒定的体温。这个特点可使它们摆脱环境的束缚，在较大环境温度范围内生存，不像变温动物那样易受到环境条件的限制。但很多哺乳动物也会经历一段低代谢的时期。小幅度的低代谢在24 h的活动与静止节律中就能观察到。大多数的哺乳动物，静止时的代谢率会比活跃状态的代谢率低20%。这种浅的昼夜节律的低代谢通常伴随着体核温度0.5~2℃的下降（Heldmaier *et al.*, 2004）。除了这些常规反应，还有很多哺乳动物和鸟类会进入一种更长时间的低代谢和低体温状况，即蛰伏（torpor）状态，主要包括日蛰伏（daily torpor）和冬眠（hibernation）（Lyman *et al.*, 1982; Heldmaier and Ruf, 1992; Geiser and Ruf, 1995; Heldmaier *et al.*, 2004）。冬眠是指活跃状态时体温恒定的一些动物，在冬季（有时在晚秋或早春）伴随体温和代谢降低出现的一种昏睡状态，在冬眠状态下体温是受调节的（IUPS Thermal Commission, 2003）。冬眠的最主要的生理特征是其代谢水平的降低（Geiser and Ruf, 1995），冬眠动物表现出明显的体温、呼吸、心率的降低。

冬眠和日蛰伏在近代哺乳动物的多个目中都广泛存在（Heldmaier *et al.*, 2004），涉及单孔类、有袋类和胎盘类三个最基本的哺乳动物类群（Carrey *et al.*, 2003）。French (2008) 统计了文献中报道的啮齿目3个亚目7个科19个亚科45个属的126种啮齿动物具有冬眠和/或日蛰伏习性，其中30种仅具有日蛰伏的特征，7种兼具冬眠和日蛰伏习性，89种仅具冬眠特征。兔和树鼯是当今仅有的具有小体型又缺乏蛰伏的两个目，但现在还不清楚它们是不具备蛰伏现象，还是没有被检测到（Heldmaier *et al.*, 2004）。蛰伏在大型物种中通常少见，但最近在越冬的偶蹄目赤鹿中也发现了夜间低代谢现象（Arnold *et al.*, 2004），表明哺乳动物中低代谢能力可能是广泛存在的，甚至可能是哺乳动物生理学的一个基本特征。

关于冬眠的进化起源有两种观点。一种观点认为冬眠是多元起源的，是各类群中从各自的恒温动物的祖先通过趋同进化而各自独立发展而来

(Geiser, 1998; Grigg, 2004)。另一种观点则认为单元起源的 (Malan, 1996; Grigg, 2004)。前一种观点主要是基于冬眠现象广泛分布于哺乳类的各科和鸟类 (McNab, 2002), 看起来似乎是多元进化的 (Lyman *et al.*, 1982)。Geiser (1998) 关于鸟类和哺乳动物的日蛰伏和冬眠的进化研究也提出鸟类和哺乳类的异温性可能是各自独立进化, 因此代表着趋同进化。而且, Geiser (1998) 强调尽管异温性从系统演化上可能是原始的, 但对于体型小、食物供应不可预测的动物来说, 蛰伏通常构成了一种功能上的进化适应 (Malan, 1996; McKechnie and Lovegrove, 2000)。

许多研究都赞成短期蛰伏和冬眠是祖征的表现 (Grigg, 2004)。最引人瞩目的证据是冬眠在现存哺乳动物的三个亚纲中其发生的模式都相似。这么多不同类群都发生冬眠, 就意味着它是祖征 (Grigg and Beard, 2000; Grigg, 2004)。Augee 和 Gooden (1992) 在发现单孔类和有袋类具有类似于真兽亚纲的冬眠后, 提出冬眠能力是一种祖征。他们认为这些动物的冬眠在功能意义上都不属于原始的行为, 应该是一种复杂的高度适应的现象 (Grigg, 2004)。Malan (1996) 注意到冬眠动物和蛰伏动物的体温模式与许多爬行类季节性体温模式相似, 提出内温动物常温下体温的昼夜节律性, 总体上代表了原始爬行类丧失其体温昼夜宽幅循环的倾向, 而冬眠动物和日异温动物又重新获得了这种祖先特征。从爬行类的昼夜异温向内温动物的高而恒定的体温转变, 重要的一步是通过内源产热快速增加体温。Malan 还认为, 我们现在不能把冬眠的系统演化认为是不同门类次级适应的重复和独立发生, 而应该看作是原始特征的再次发生。关于冬眠的分子生物学机制的研究表明, 冬眠不是由独特单一的基因所控制的, 而是哺乳动物中普遍存在的基因差异表达的结果 (Carey *et al.*, 2003), 这也在一定程度上支持了蛰伏的单元起源假说。

由于哺乳动物冬眠过程中表现出明显的代谢抑制, 长期以来人们普遍认为冬眠是内温动物对严酷冬季能量短缺的一种适应, 是动物节约能量的一种策略 (Lyman *et al.* 1982; Heldmaier 1989; Geiser and Ruf, 1995; Carey *et al.*, 2003)。冬眠期间代谢率往往可以低至基础代谢率 2% ~ 4% (Heldmaier and Ruf, 1992; Carey *et al.*, 2003)。但通常情况下, 小型冬眠动物代谢减少的比例大于大型冬眠动物 (Geiser, 1988; Heldmaier *et al.*, 2004),

因为常温条件下代谢率与体重之间存在异速增长关系, 小型动物具有相对较高的单位体重代谢率。而冬眠的最小代谢率在所有的冬眠动物中几乎都是一个恒定值, 尺度接近于体重的 1 次方幂 (Geiser, 1988)。所以冬眠中代谢率的减少在小型动物中相对较大 (Heldmaier *et al.*, 2004)。

随着冬眠研究的扩展, 人们发现冬眠物种在哺乳动物各类群中普遍存在, 不仅在北方寒冷地区的动物具有冬眠现象, 分布于食物充足、气候变化相对温和的热带地区的物种也存在冬眠现象 (Grigg and Beard, 2000)。

Nicol 和 Andersen (1996) 对针鼹的研究发现, 即便有食物可以利用, 针鼹在晚夏和秋季也减少活动和觅食努力, 由此推测针鼹的蛰伏或冬眠可能并不是为避免寒冷而进化出来的, 而是适应能量贫乏和澳洲不可预测的气候变化。Grigg 和 Beard (2000) 提出冬眠可以发生在缺乏环境压力的情况下, 只是为了保存所储存的能量。冬眠能力的进化可能是从最初的获得能量收益进化而来, 然后逐渐改进、夸大和特化, 使动物能够像北极黄鼠一样分布到严酷的环境。

Dausmann 等 (2005) 以及 Kobbe 和 Dausmann (2009) 对马达加斯加岛上一种狐猴 (*Microcebus griseorufus*) 的研究表明冬眠是该物种对抗环境挑战的一种重要途径, 热带冬眠比活动季节可节约 70% 的能量。同是热带分布的肥尾鼠狐猴 (*Cheirogaleus medius*) 的冬眠是一种有效的、充分调节的适应性反应, 以便在不利季节中存活 (Dausmann *et al.*, 2009)。Humphries 等 (2003) 也提出, 食物充足时, 高代谢是有益的, 冬眠的表达实际上是节约能量的收益与代谢抑制的生理消耗之间权衡的结果 (Humphries *et al.* 2003a, 2003b)。

动物生理生态学作为一门独立的学科已经走过了近 70 年的历程, 进化生物学思想已经成为生理生态学工作者最重要的指导思想之一。动物的每一个对生存和繁殖有利、具有进化意义的特征, 都是自然选择的结果。进化生物学的新的研究成果和理论思想会继续影响着生理生态学工作者和促进着生理生态学学科的发展, 生理生态学新的结果也会继续促进相关进化理论的进一步完善。

参考文献:

- Arnold W, Ruf T, Reimoser S, Tataruch F, Onderschka K, Schober F.
2004. Nocturnal hypometabolism as an overwintering strategy of red

- deer (*Cervus elaphus*). *Am J Physiol*, 286, R174 - R181.
- Ashton K G, Tracy M C, de Queiroz A. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *American Naturalist*, **156**: 390 - 415.
- Augee M L, Gooden B A. 1992. Monotreme hibernation - some afterthoughts. In: Augee M L ed. Platypus and Echidnas. The Royal Zoological Society of NSW, Sydney. 174 - 176.
- Baker R H. 1971. Nutritional strategies of myomorph rodents in North American grasslands. *J Mammal*, **52**: 800 - 805.
- Batzli G O. 1985. Nutrition. In: Tamarin R M ed. Biology of New World Microtus. *Special Publication of the American Society of Mammalogists*, **8**: 779 - 811.
- Benton M J. 1983. Large-scale replacements in the history of life. *Nature*, **302**: 16 - 17.
- Benton M J. 2002. Cope's Rule. In: Pagel M ed. Encyclopedia of Evolution. Oxford University Press, 185 - 186.
- Bergmann C. 1847. Ueber die Verhaeltnisse der Waenneoekonomie der Thiere zu ihrer Groesse. *Goettl Stud*, **3**: 595 - 708.
- Börnig G. 1987. Comparative aspects of digestion in the gut of mammals. The comparative approach to the study of the digestive system. *Dtsch Tierärztl Wochenschr*, **94**: 33 - 37.
- Cai X Q, Yang M, Zhong W Q, Wang D H. 2009. Humoral immune response suppresses reproductive physiology in male Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Zoology*, **112**: 69 - 75.
- Carey Hannah V, Matthew T. Martin S L. 2003. Mammalian hibernation: cellular and molecular responses to depressed metabolism and low temperature. *Physiol Rev*, **83**: 1153 - 1181.
- Caviedes-Vidal E, Karasov W H, Chediack J G, Fasulo V, Cruz-Neto A P, Otani L. 2008. Paracellular absorption: a bat breaks the mammal paradigm. *PLoS ONE*, **3** (1): e1425.
- Caviedes-Vidal E, McWhorter T J, Lavin S R, Chediack J G, Tracy C R, Karasov W H. 2007. The digestive adaptation of flying vertebrates: high intestinal paracellular absorption compensates for smaller guts. *PNAS*, **104** (48): 19132 - 19137.
- Cork S J. 1994. Digestive constraints on dietary scope in small and moderately - small mammals; how much do we really understand? In: Chivers D J, Langer P eds. The Digestive System in Mammals: Food form and Function. Cambridge: Cambridge University Press, 337 - 369.
- Dausmann K H, Glos J, Ganzhorn J U, Heldmaier G. 2005. Hibernation in the tropics: lessons from a primate. *J Comp Physiol B*, **175**: 147 - 155.
- Dausmann K H, Glos J, Heldmaier G. 2009. Energetics of tropical hibernation. *J Comp Physiol B*, **179**: 345 - 357.
- Demas G E, Chefer V, Talan M I, Nelson R J. 1997. Metabolic cost of mounting an antigen-stimulated immune response in adult and aged C57BL/6J mice. *Am J Physiol*, **273**: R1631 - R1637.
- Demas G E, Drazen D L, Nelson R J. 2003. Reductions in total body fat decrease humoral immunity. *Proc R Soc B*, **270**: 905 - 911.
- Demas G E, Sakaria S. 2005. Leptin regulates energetic tradeoffs between body fat and humoral immunity. *Proc R Soc B*, **272**: 1845 - 1850.
- Demas G E. 2004. The energetics of immunity: a neuroendocrine link between energy balance and immune function. *Horm Behav*, **45**: 173 - 180.
- Demment M W, Van Soest P J. 1985. A nutritional explanation for body size patterns of ruminant and non ruminant herbivores. *Am Nat*, **125**: 641 - 672.
- Derting T L, Compton S. 2003. Immune response, not immune maintenance, is energetically costly in wild white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Physiol Biochem Zool*, **76**: 744 - 752.
- Derting T L, Virk M K. 2005. Positive effects of testosterone and immunochallenge on energy allocation to reproductive organs. *J Comp Physiol B*, **175**: 543 - 556.
- Diamond J M. 1991. Evolutionary design of intestinal nutrient absorption: enough but not too much. *News Physiol Sci*, **6**: 92 - 96.
- Diamond J M, Karasov W H. 1983. Trophic control of the intestinal mucosa. *Nature*, **304**: 18.
- Eisenberg J F. 1981. The Mammalian Radiations. Chicago: University of Chicago Press.
- Foley W J, Cork S J. 1992. Use of fibrous diets by small herbivores: how far can the rules be bent? *Trends Ecol Evol*, **7**: 159 - 162.
- French A R. 2008. Patterns of heterothermy in rodents. In: Lovegrove, B G, McKechnie A E eds. Hypometabolism in Animals: Torpor, Hibernation and Cryobiology. University of KwaZulu - Natal, Pietermaritzburg, 227 - 352.
- Geiser F, Ruf T. 1995. Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiol Zool*, **68**: 935 - 966.
- Geiser F. 1998. Evolution of daily torpor and hibernation in birds and mammals: importance of body size. *Clin Exp Pharmacol Physiol*, **25**: 736 - 740.
- Geiser F. 1998. Reduction of metabolism during hibernation and daily torpor in mammals and birds: temperature effect or physiological inhibition? *J Comp Physiol*, **158**: 25 - 37.
- Grigg G, Beard L. 2000. Hibernation by Echidnas in mild climates: hints about the evolution of endothermy? In: Heldmaier G, Klingerspor Martin eds. Life in the Cold. Springer - Verlag Berlin Heidelberg New York, 5 - 20.
- Grigg G C. 2004. An evolutionary framework for studies of hibernation and short-term torpor. In: Barnes B M, Carey H V eds. Life in the Cold: Evolution, Mechanisms, Adaptation, and Application. Twelfth international hibernation symposium. Biological papers of the university of Alaska, number 27. Fairbanks, Alaska, USA; Institute of Arctic Biology, University of Alaska.
- Heldmaier G, Ruf T. 1992. Body temperature and metabolic rate during natural hypothermia in endotherms. *J Comp Physiol B*, **162**: 696 - 706.
- Heldmaier G. 1989. Seasonal acclimation of energy requirements in mammals: functional significance of body weight control, hypothermia, torpor and hibernation. In: Wieser W, Gnaiger E eds. Energy Transformations in Cells and Organisms. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 130 - 139.
- Heldmaier G, Ortmann S, Elvert R. 2004. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals. *Respiratory Physiol-*

- ogy & Neurobiology, **141**: 317 – 329.
- Hirakawa H. 2001. Coprophagy in leporids and other mammalian herbivores. *Mammal Rev*, **31** (1): 61 – 80.
- Hume I D. 1994. Gut morphology, body size and digestive performance in rodents. In: Chivers D J, Langer P eds. *The Digestive System in Mammals: Food form and Function*. Cambridge: Cambridge University Press, 315 – 323.
- Humphries M M, Thomas D W, Kramer D L. 2003a. The role of energy availability in mammalian hibernation; a cost-benefit approach. *Physiological and Biochemical Zoology*, **76** (2): 165 – 179.
- Humphries M M, Thomas D W, Kramer D L. 2003b. The role of energy availability in mammalian hibernation; an experimental test in free-ranging Eastern Chipmunks. *Physiological and Biochemical Zoology*, **76** (2): 180 – 186.
- IUPS Thermal Commission. 2003. Glossary of terms for thermal physiology (third edition). *Journal of Thermal Biology*, **28**: 75 – 106.
- Karasov W H. 1992. Daily energy expenditure and the cost of activity in mammals. *Am Zool*, **32**: 238 – 248.
- Karasov W H, Hume I D. 1997. Vertebrate gastrointestinal system. In: Dantzer W ed. *Handbook of comparative physiology*. American Physiological Society, Bethesda M D. 409 – 480.
- Kleiber M. 1975. *The Life of Life*. New York: Wiley.
- Kleiber M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia*, **6**: 315 – 353.
- Kobbe S, Dausmann K H. 2009. Hibernation in Malagasy mouse lemurs as a strategy to counter environmental challenge. *Naturwissenschaften*, **96**: 1221 – 1227.
- Landry S O J. 1970. The Rodentia as omnivores. *Quarterly Review of Biology*, **45**: 351 – 372.
- Lavin S R, McWhorter T J, Karasov W H. 2007. Mechanistic bases for differences in passive absorption. *The Journal of Experimental Biology*, **210**: 2754 – 2764.
- Liu Q S, Li J Y, Wang D H. 2007. Ultradian rhythms and nutritional importance of coprophagy in adult Brandt's vole (*Lasiopodomys brandtii*). *Journal of Comparative Physiology B*, **177**: 423 – 432.
- Liu Q S, Wang D H. 2007. Effects of diluted diet on phenotypic flexibility of organs morphology and digestive function in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative Physiology B*, **177**: 509 – 518.
- Lochmiller R L, Deerenberg C. 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos*, **88**: 87 – 98.
- Lyman C P, Willis J S, Malan A, Wang L C H. 1982. Hibernation and torpor in mammals and birds. New York: Academic Press.
- Malan A. 1996. The origins of hibernation; a reappraisal. In: Geiser F, Hulbert A J, Nicol S C eds. *Adaptations to the Cold: Tenth International Hibernation Symposium*. Armidale: University of New England Press, 1 – 6.
- Martin L B, Navara K J, Weil Z M, Nelson R J. 2007. Immunological memory is compromised by food restriction in deer mice, *Peromyscus maniculatus*. *Am J Physiol*, **292**: R316 – R320.
- Martin L B, Weil Z M, Nelson R J. 2008. Seasonal changes in vertebrate immune activity; mediation by physiological trade-offs. *Phil Trans R Soc B*, **363**: 321 – 339.
- Malan A. 1996. The origins of hibernation; a reappraisal. In: Geiser F, Hulbert A J, Nicol S C eds. *Adaptations to the cold: Tenth International Hibernation Symposium*. Armidale: University of New England Press, 1 – 6.
- McNab B K. 2002. *The physiological ecology of vertebrates. A view from energetics*. Cornell: Cornell University Press.
- McKeechne A E, Lovegrove B G. 2000. Heterothermy in mousebirds: Evidence of Avian proto-torpor? In: Heldmaier G, Klingspor Martin eds. *Life in the cold*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York, 49 – 56.
- McNab B K. 1988. Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, **63**: 25 – 54.
- McNab B K. 1971. On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology*, **52**: 845 – 854.
- Moshkin M P, Dobrotvorskyy A K, Mak V V, Panov V V, Dobrotvorskaya E A. 1998. Variability of immune response to heterologous erythrocytes during population cycles of red (*Clethrionomys rutilus*) and bank (*C. glareolus*) voles. *Oikos*, **82**: 131 – 138.
- Nealson K H, Rye R. 2003. Evolution of Metabolism. In: Schlesinger W H ed. *Biogeochemistry*. Amsterdam, Elsevier, *Treatise on Geochemistry*. **8**: 41 – 61.
- Nelson R J, Demas G E, Klein S L, Kriegsfield L K. 2002. Seasonal patterns of stress, immune function, and disease. New York: Cambridge University Press.
- Nelson R J, Demas G E. 1996. Seasonal changes in immune functions. *Qua Rev Biol*, **71**: 511 – 549.
- Nicol S C, Andersen N A. 1996. Hibernation in the echidna: not an adaptation to the cold? In: Geiser F, Hulbert A J, Nicol S C eds. *Adaptations to the Cold: Tenth International Hibernation Symposium*. Armidale: University of New England Press, 7 – 12.
- Owens I P F, Wilson K. 1999. Immunocompetence: a neglected life history trait or conspicuous red herring? *TREE*, **14**: 170 – 172.
- Prosser C L. 1986. *Adaptational Biology: Molecules to Organisms*. New York: Wiley.
- Starck J M. 1999. Structural flexibility of the gastro-intestinal tract of vertebrates implications for evolutionary morphology. *Zool Anz*, **238**: 87 – 101.
- Rezende E L, Bozinovic F, Garland Jr T. 2004. Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents. *Evolution*, **58**: 1361 – 1474.
- Ricklefs R E, Wikelski M. 2002. The physiology/life-history nexus. *TREE*, **17**: 462 – 468.
- Rolf J, Siva-Jothy M T. 2003. Invertebrate ecological immunology. *Science*, **301**: 472 – 475.
- Rousseau K, Atcha Z, Loudon A S I. 2003. Leptin and seasonal mammals. *J Neuroendocrinol*, **15**: 409 – 414.
- Sadd B M, Schmid-Hempel P. 2009. Principles of ecological immunology. *Evol Appl*, **2**: 113 – 21.
- Schmid-Hempel P, Ebert D. 2003. On the evolutionary ecology of specific immune defence. *TREE*, **18**: 27 – 32.
- Schmidt-Nielsen K. 1984. *Scaling: Why is Animal Size so Important*.

- Cambridge University Press.
- Sinclair J A, Lochmiller R L. 2000. The winter immunoenhancement hypothesis: associations among immunity, density, and survival in prairie vole (*Microtus ochrogaster*) populations. *Can J Zool*, **78**: 254 – 264.
- Speakman J R. 2008. The physiological costs of reproduction in small mammals. *Phil Trans R Soc B*, **363**: 375 – 398.
- Sperber I. 1985. Colonic separation mechanism (CSM). *Acta Physiologica Scandinavica*, **24** (Suppl.), 87 – 87.
- Stearns S C. 1992. The evolution of life histories. London: Oxford University Press.
- Stevens C E, Hume I D. 1995. Comparative Physiology of the Vertebrate Digestive System. New York: Cambridge University Press.
- Sunshine P, Kretchmer N. 1964. Intestinal disaccharidase: absence in two species of sea lions. *Science*, **144**: 850 – 852.
- Vonk H J, Westem R H. 1984. Comparative Biochemistry and Physiology of Enzymatic Digestion. London: Academic Press.
- Vorontsov N N. 1962. The ways of food specialisation and evolution of the alimentary tract in Muroidea. In: Kratochvil J, Pelikan J eds. Symposium Theriologicum. Praha: Czechoslovak Academy of Science, 360 – 377.
- Wang J M, Zhang Y M, Wang D H. 2006a. Seasonal regulations of energetics, serum concentrations of leptin, and uncoupling protein 1 content of brown adipose tissue in root voles (*Microtus oeconomus*) from the Qinghai Tibetan plateau. *J Comp Physiol B*, **176**: 663 – 671.
- Wang J M, Zhang Y M, Wang D H. 2006b. Seasonal thermogenesis and body mass regulation in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*). *Oecologia*, **149**: 373 – 382.
- Wang D H. 2007. Advances in physiological ecology of small mammals. In: Wang D H ed. Advances in Animal Ecology. Beijing: High Education Press, 29 – 46. (in Chinese)
- Wang G M, Zhou Q Q, Zhong W Q, Wang G H. 1992. Food habits of Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Acta Theriologica Sinica*, **12** (1): 57 – 64. (in Chinese)
- Weil Z M, Martin L B, Workman J L, Nelson R J. 2006. Immune challenge retards seasonal reproductive regression in rodents: evidence for terminal investment. *Biol Lett*, **2**: 393 – 396.
- Wikelski M, Ricklefs R E. 2001. The physiology of life histories. *TREE*, **16**: 479 – 481.
- Wodarz D. 2006. Ecological and evolutionary principles in immunology. *Ecol Lett*, **9**: 694 – 705.
- Woodger J H. 1929. Biological Principles. London: Routledge & Keegan Paul.
- Zhang Z Q, Wang D H. 2005. Animal immunocompetence and its effect on population regulation and life history trade-off. *Chin J Appl Ecol*, **16**: 1375 – 1379. (in Chinese)
- Zhang Z Q, Wang D H. 2006. Seasonal changes in immune function, body fat mass and organ mass in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Acta Theriol Sin*, **26**: 338 – 345. (in Chinese)
- Zhang Z Q, Wang D H. 2007. Seasonal changes in thermogenesis and body mass in wild Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Comp Biochem Physiol A*, **148**: 346 – 353.
- Zhang Z Q. 2005. Seasonal changes in thermogenesis, energy budgets and immune function in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). Doctoral dissertation. Graduate School of Chinese Academy of Sciences.
- 王德华. 2007. 小型哺乳动物生理生态学研究进展. 见: 王德华等主编. 动物生态学研究进展—庆祝孙儒泳院士 80 寿辰纪念文集. 北京: 高等教育出版社, 29 – 46.
- 王桂明, 周庆强, 钟文勤, 王广和. 1992. 布氏田鼠的食性. 兽类学报, **12** (1): 57 – 64.
- 刘全生, 王德华. 2004. 草食性小型哺乳动物的食粪行为. 兽类学报, **24** (4): 333 – 338.
- 张志强, 王德华. 2005. 免疫能力与动物种群调节和生活史权衡的关系. 应用生态学报, **16**: 1375 – 1379.
- 张志强, 王德华. 2006. 长爪沙鼠免疫功能、体脂含量和器官重量的季节变化. 兽类学报, **26**: 338 – 345.
- 张志强. 2005. 长爪沙鼠产热能力、能量收支和免疫功能的季节性变化. 中国科学院研究生院博士学位论文.